

УДК 594.329.65-147.124(262.2)

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ
И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
ОПЕРКУЛУМА *RAPANA VENOSA* (GASTROPODA, MURICIDAE)**

© 2023 г. **И. П. Бондарев**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

Поступила в редакцию 29.03.2021; после доработки 05.08.2021;
принята к публикации 04.08.2023; опубликована онлайн 01.12.2023.

Брюхоногий моллюск *Rapana venosa* распространился из западной части Тихого океана в Чёрное и Средиземное моря и прибрежные районы по обе стороны Атлантического океана во многом благодаря своей экологической и морфологической пластичности. Исследованию вариативности раковины рапаны посвящены многочисленные работы. Функциональная морфология и морфологическая изменчивость оперкулума *R. venosa* изучены недостаточно, описание этого экзосоматического органа приводится только схематично. На основе анализа выборки из 190 экз. *R. venosa*, собранных в двух районах Чёрного моря, дано детальное описание и показаны тренды морфологической изменчивости оперкулума в зависимости от возраста и размера особей. Оценены характеристики, определяющие нормальное и аберрантное развитие оперкулума. Впервые показано, что *R. venosa* имеет регенеративные возможности, вплоть до восстановления утраченной крышечки, и морфогенетический адаптационный потенциал оперкулума. Проявлением такого потенциала является формирование гипертрофированно крупной крышечки, форма которой не характерна ни для одного другого вида мурицид и гастропод в целом. Аномальный размер и форма крышечки, вероятно, являются защитной реакцией на давление хищников, прежде всего крабов. Ранее неизвестная способность регенерировать оперкулум расширяет представления о физиологических возможностях рапаны. Феномен формирования крышечки уникальной среди гастропод формы — ещё одно проявление морфологической пластичности, позволившей *R. venosa* занять место среди наиболее успешных видов-вселенцев в современной морской среде.

Ключевые слова: вариативность, крышечка, морфология, регенерация, *Rapana venosa*

Западнотихоокеанский хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), будучи перемещённым на судах, вселился в Чёрное море в начале 1940-х гг. и успешно адаптировался [Бондарев, 2010; Драпкин, 1953; Чухчин, 1961, 1984; Bondarev, 2014]. Затем этот вид распространил свою экспансию на Средиземное море и воды Атлантического океана у берегов Европы, а также Северной и Южной Америки [Бондарев, 2010; Alien Species Alert, 2004; Xue et al., 2018].

Успех колонизации венозной рапаной обширного ареала связан с особенностями биологии вида: высокой плодовитостью, развитием яиц в прочных капсулах, возможностью длительного пребывания в планктонной фазе и толерантностью к абиотическим факторам среды [Драпкин, 1953; Чухчин, 1984; Alien Species Alert, 2004]. Успешная адаптация к новым условиям среды

обитания и к их изменениям во многом определяется не только экологической, но и морфологической пластичностью *R. venosa* [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961; Bondarev, 2013, 2015; Kosyan, 2013]. Наиболее исследованы функциональная морфология и морфологическая изменчивость раковины *R. venosa* [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961, 1970; Bondarev, 2013; Kosyan, 2013]. Изучению оперкулума уделено гораздо меньше внимания. В монографии, посвящённой функциональной морфологии рапаны [Чухчин, 1970], содержится лишь упоминание о наличии роговой крышечки, и на рисунке показано её положение на ноге моллюска. В «Определителе фауны Чёрного и Азовского морей» [Голиков и др., 1972] приведено краткое описание крышечки для рода *Rapana* Schumacher, 1817, а в диагностике вида *R. venosa* описания оперкулума нет. Особенности морфологии оперкулума рапаны обсуждаются в нескольких работах в связи с возможностью определения возраста особей по ростовым линиям («кольцам») [Чухчин, 1961; Choi, Ryu, 2009; Kosyan, Antipushkina, 2011]. Детальное исследование в этой области проведено для мурициды *Hexaplex trunculus* (Linnaeus, 1758) [Vasconcelos et al., 2012]. Вариабельность и функциональность оперкулума в различных экологических условиях рассмотрены у мурициды *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758). На основе исследований сделан вывод о том, что оперкулум *N. lapillus* играет более существенную роль в защите от хищников, особенно крабов, чем в защите от высыхания на литорали [Keppens et al., 2008].

Оперкулум *R. venosa* также выполняет важную защитную функцию, но его функциональная морфология и вариабельность изучены недостаточно и не описаны. Целью данного исследования является восполнение этого пробела на основе анализа материала, который позволяет проследить возрастные изменения, различия, связанные с полом, и аномалии в развитии оперкулума под воздействием внешних факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в летне-осенний период, 28.06.2020–28.11.2020, с помощью легководолазного оборудования на глубинах 1,0–6,0 м в заливе Донузлав (Северо-Западный Крым) и в бухтах Севастополя (Юго-Западный Крым) Чёрного моря (рис. 1). В Донузлаве собрано 49 экз. (14 самок и 35 самцов), в бухтах Севастополя — 145 экз. (10 ювенильных особей, 48 самок и 87 самцов). Выборка *R. venosa* для статистического анализа характеристик оперкулума состоит из 190 экз. (10 ювенильных особей, 62 самки и 118 самцов) высотой раковины от 10,4 до 135,0 мм и возрастом от 5–6 месяцев до 15 лет.



Рис. 1. Карта-схема районов отбора проб: 1 — залив Донузлав; 2 — бухты Севастополя

Fig. 1. Schematic map of sampling areas: 1, the Donuzlav Bay; 2, Sevastopol bays

Основные морфологические параметры раковины и оперкулума *R. venosa* показаны на рис. 2А и 3А: Hs — высота раковины; Ds — ширина или максимальный диаметр последнего оборота раковины; Ha — высота устья; Da — ширина устья; Ho — высота оперкулума; Do — ширина оперкулума. Пол особей (F — женский; M — мужской; J — ювенильные особи) устанавливали по наличию/отсутствию пениса у самцов и самок соответственно и по цвету гонад (рис. 2Б); возраст определяли по нерестовым меткам [Бондарев, 2010; Чухчин, 1961, 1970; Bondarev, 2015; Kosyan, Antipushkina, 2011].

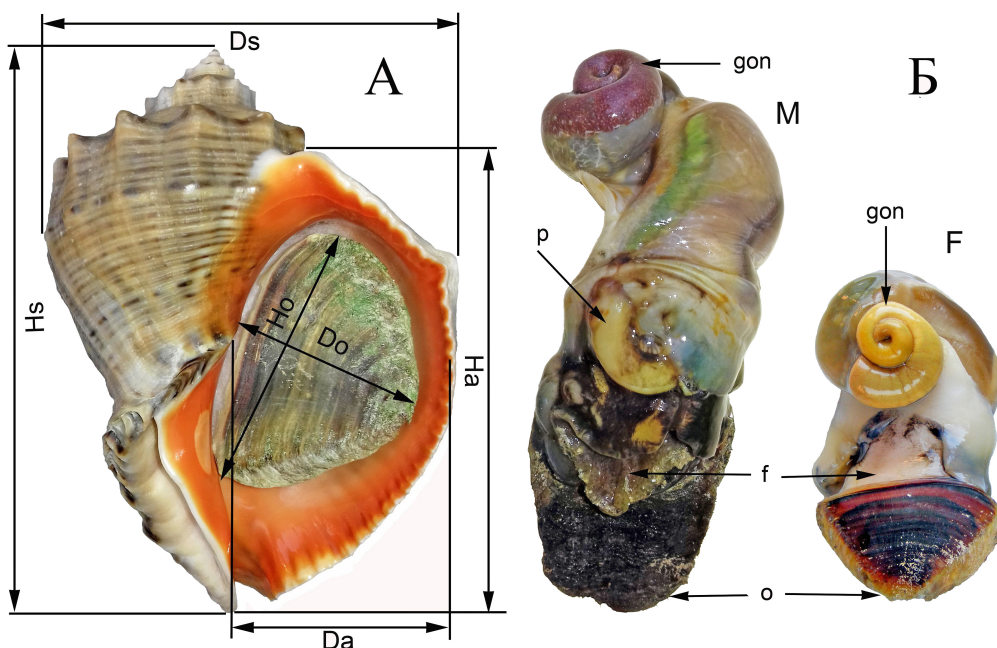


Рис. 2. А — основные морфологические параметры раковины и оперкулума *Rapana venosa* (в скобках даны размеры сфотографированного экземпляра, самец, 3 года): Hs — высота раковины (108,8 мм); Ds — ширина или максимальный диаметр последнего оборота раковины (77 мм); Ha — высота устья (91 мм); Da — ширина устья (39 мм); Ho — высота оперкулума (50,3 мм); Do — ширина оперкулума (33,8 мм). Б — мягкое тело *R. venosa* с оперкулумом (о): М — самца, 12 лет, с вентральной стороны (р — пенис; f — нога; gon — гонада); F — самки, 3 года, с дорсальной стороны

Fig. 2. A, main morphological parameters of *Rapana venosa* shell and operculum (in parentheses, there are the dimensions of the pictured specimen, male, 3 years old): Hs, shell height (108.8 mm); Ds, width or maximum diameter of the last whorl (77 mm); Ha, aperture height (91 mm); Da, aperture width (39 mm); Ho, operculum height (50.3 mm); Do, operculum width (33.8 mm). Б, *R. venosa* soft body with operculum (o): M, male, 12 years old, ventral view (p, penis; f, foot; gon, gonad); F, female, 3 years old, dorsal view

Линейные размеры раковин и оперкулума измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Толщину (Tho) оперкулума определяли с помощью крумциркуля с точностью до 0,01 мм в месте, указанном стрелкой (Th_m) на рис. 3А. Для изучения изменчивости Tho использованы 60 экз. рапаны (10 ювенильных особей, 20 самок и 30 самцов), представляющие весь размерный и возрастной диапазон генеральной выборки и отражающие структуру современной черноморской метапопуляции *R. venosa*, где доля самцов обычно превышает долю самок [Бондарев, 2010, 2016; Bondarev, 2014].

Морфометрические характеристики оперкулумов, регенерированных после повреждения хищниками, не включены в анализ данных.

Построение графиков и статистическую обработку исходных данных проводили на основе стандартных алгоритмов параметрического и рангового анализа с применением пакета SigmaPlot для Windows [2023] и программ пакета MS Office Excel (v10).

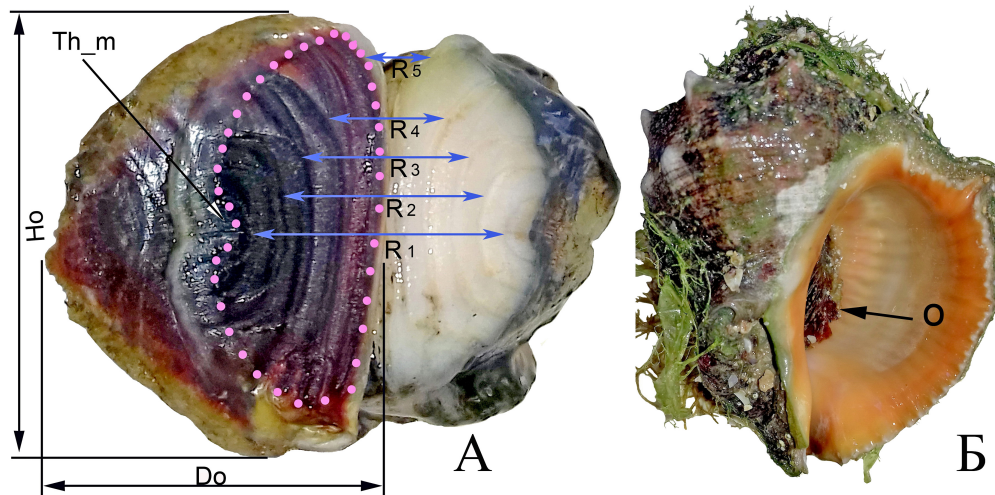


Рис. 3. А — внутренняя сторона оперкула *Rapana venosa* (Ho — 28,5 мм, Do — 23 мм) с 5 «кольцами» (показаны стрелками R1–R5) и отпечаток места его крепления (поверхность светлого тона) на дорсальной стороне ноги. Стрелкой показано место измерения толщины оперкула (Th_m); контуром из светлых (розовых) точек — зона прикрепления оперкула. Б — экземпляр *R. venosa* (М, 4 года, Hs — 68 мм, Ds — 48 мм) с оперкулом (параметры даны выше, см. А), втянутым внутрь устья

Fig. 3. A, the inner side of *Rapana venosa* operculum (Ho, 28.5 mm; Do, 23 mm) with 5 “rings” (shown by arrows R1–R5) and the imprint of its attachment site (light-colored surface) on the dorsal side of the foot. The arrow indicates the point of measurement of the operculum thickness (Th_m); the outline of light (pink) dots shows the area of the operculum attachment. Б, *R. venosa* specimen (M; 4 years old; Hs, 68 mm; Ds, 48 mm) with the operculum (the parameters are given above, see A) retracted inside the aperture

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состоящий из рогоподобного вещества оперкулум *R. venosa* расположен на дорсальной стороне массивной ноги моллюска (рис. 2Б, 3А). Оперкулум прикреплен к ноге рапаны не всей внутренней поверхностью, а только её частью (рис. 3А). Наибольшую толщину оперкулум имеет за пределами зоны прикрепления, где наслоение рогового вещества максимально (указано стрелкой на рис. 3А). Толщина крышечки естественным образом увеличивается по мере увеличения размера раковины (Hs) и возраста моллюска (рис. 4).

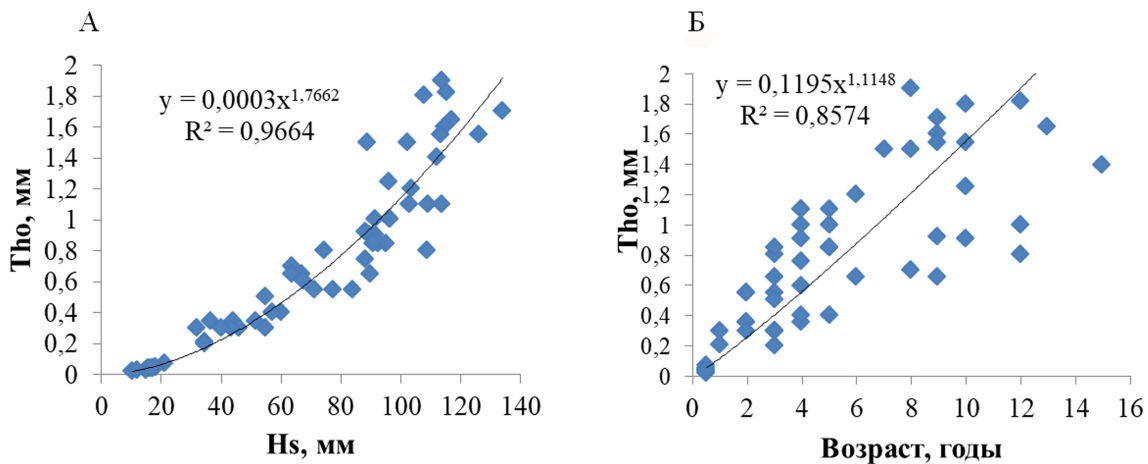


Рис. 4. Графики зависимости толщины оперкула *Rapana venosa*: А — от размера раковины (Hs); Б — от возраста моллюска

Fig. 4. Graphs of the dependence of *Rapana venosa* operculum thickness: А, on the shell height (Hs); Б, on the age of the mollusc

Зависимость толщины оперкулула *R. venosa* от высоты раковины хорошо аппроксимируется степенной функцией ($R^2 = 0,9664$) (рис. 4А). График зависимости от высоты устья (не приводится) имеет аналогичный вид, но коэффициент детерминации немного ниже ($R^2 = 0,9627$). Толщина оперкулула хорошо коррелирует с возрастом ($R^2 = 0,8474$), однако есть выраженные индивидуальные отклонения (рис. 4Б).

Значения Tho в нашей выборке изменялись от 0,02 мм у ювенильной особи размером (Hs) 10,4 мм до 1,9 мм у 8-летнего самца с высотой раковины (Hs) 114,0 мм. Толщина оперкулула ювенильных *R. venosa* возрастом около 5–6 месяцев с Hs от 10,4 до 21,3 мм составляла 0,02–0,07 мм. У самой крупной особи нашей выборки (Hs — 135 мм), самца возрастом 12 лет, значение Tho составило 1,62 мм. Средняя толщина и диапазон изменения толщины оперкулула у самок меньше, чем у самцов (табл. 1).

Таблица 1. Показатели толщины оперкулула (Tho) *Rapana venosa* по половым и возрастным группам (N — количество особей; F — женские особи; M — мужские; J — ювенильные; Hs — высота раковины, мм; M — средние значения; σ — стандартное отклонение)

Table 1. Indicators of *Rapana venosa* operculum thickness (Tho) by sex and age groups (N , number of individuals; F, females; M, males; J, juveniles; Hs, shell height, mm; M , mean values; σ , standard deviation)

Пол	N	Возраст, годы (min–max)	Hs, мм (min–max)	Tho			
				min	max	M	σ
J	10	0,5	10,4–21,3	0,02	0,07	0,04	0,014
F	20	1–15	34,6–126,0	0,2	1,55	0,76	0,46
M	30	1–12	36,8–135,0	0,3	1,90	0,97	0,50
J + F + M	60	0,5–15	10,4–135,0	0,02	1,90	0,74	0,55

К периферии крышечка по толщине уменьшается до тонкой гибкой плёнки, которая в зоне прироста на внутреннем крае минимальна — тоньше 0,01 мм. Гибкость и гладкая поверхность периферической зоны обеспечивают плотное примыкание краёв оперкулула к внутренней поверхности устья раковины. Кроме того, такое строение оперкулула позволяет моллюску втягивать его глубоко внутрь раковины (рис. 3Б) и эффективнее перекрывать доступ хищникам к мягкому телу.

Внешняя поверхность оперкулула испещрена различными по рельефности ростовыми линиями (рис. 2А, Б (F), 5А, Г, 6А).

На внутренней стороне оперкулула зона прикрепления имеет рельеф из концентрических подковообразных валиков, зеркально отпечатанных на соответствующем участке дорсальной стороны ноги моллюска (рис. 3А). Количество этих валиков, в литературе обычно называемых «кольцами» [Чухчин, 1961; Choi, Ryu, 2009; Kosyan, Antipushkina, 2011], увеличивается с возрастом по мере роста моллюска, как показано в табл. 2.

Таблица 2. Количество «колец» (RN) на внутренней стороне оперкулула *Rapana venosa* у особей различного возраста (age, годы) и размера (Hs, мм) (N — количество особей выборки)

Table 2. The number of “rings” (RN) on the inner side of *Rapana venosa* operculum for individuals of different age (years) and size (Hs, mm) (N , the number of individuals in the sample)

RN	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Age	0,5	0,5	2–4	1–8	2–9	3–12	4–9	10–12	8–13	9–15	8–12
Hs	10,4–16,4	16,8–21,3	36,8–60,8	35,2–96,5	44–114	64–109,5	88,2–103	74,5–91,5	63,3–117,3	112,2–126	91,5–135
N	5	5	3	85	47	23	3	3	9	3	4



Рис. 5. А–Е — оперкулы двух разновозрастных особей *Rapana venosa*. А–В — 2+ года, Hs — 64,2 мм, Ho — 27 мм, Do — 16,5 мм, количество «колец» (RN) — 6. Г–Е — 4 года, Hs — 36,8 мм, Ho — 15,2 мм, Do — 9,3 мм, RN — 4. А, Г — внешняя поверхность; Б, В, Д, Е — внутренняя поверхность (Б, Д — в отражённом свете; В, Е — в проходящем свете)

Fig. 5. А–Е, operculums of two different-aged individuals of *Rapana venosa*. А–В, 2+ years; Hs, 64.2 mm; Ho, 27 mm; Do, 16.5 mm; number of “rings” (RN), 6. Г–Е, 4 years; Hs, 36.8 mm; Ho, 15.2 mm; Do, 9.3 mm; RN, 4. А, Г, outer surface; Б, В, Д, Е, inner surface (Б, Д, in reflected light; В, Е, in transmitted light)

Как следует из табл. 2, крышечка ювенильных особей имеет 2–3 «кольца». У большей части (82 %) обследованных *R. venosa* на оперкуле присутствует от 5 до 7 «колец», из них у 55 % — 5. Возраст таких особей варьирует от 1 до 12 лет, а размер (Hs) — от 35,2 до 114 мм. Наибольшее число «колец» (8–12) характерно для крупных старых особей (табл. 2). У моллюсков до 5-летнего возраста включительно «кольца» на внутренней стороне оперкула обычно различаются достаточно явно (рис. 3А, 5Б, В, Д, Е). Особенно чётко «кольца» видны в проходящем свете за счёт утолщения относительно базовой поверхности оперкула (рис. 5В, Е). На оперкуле особей старших возрастов линии «колец» чаще «переплетаются» (рис. 6Б), иногда они неразличимы, реже различимы явно (рис. 6В).

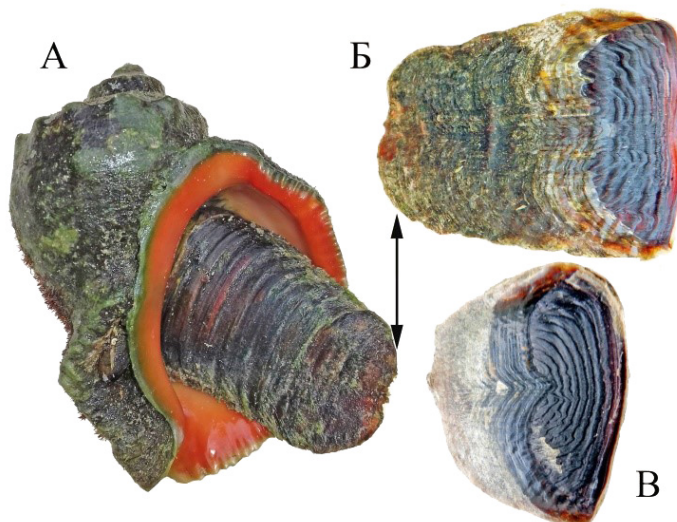


Рис. 6. А — *Rapana venosa*, самец, 12 лет, Hs — 91,5 мм, с аномально широким оперкулом. Б — его оперкулум (Ho — 45 мм, Do — 50,2 мм, RN — 12) с внутренней стороны. В — оперкулум (Ho — 62,5 мм, Do — 55,5 мм, RN — 10) 12-летнего самца *R. venosa* (Hs — 115,7 мм), вид с внутренней стороны

Fig. 6. А, *Rapana venosa*; male; 12 years old; Hs, 91.5 mm; with an abnormally wide operculum. Б, its operculum (Ho, 45 mm; Do, 50.2 mm; RN, 12), inner view. В, operculum (Ho, 62.5 mm; Do, 55.5 mm; RN, 10) of 12-year-old male *R. venosa* (Hs, 115.7 mm), inner view

Оперкулум ювенильных *R. venosa* имеет изначально форму треугольника с закруглёнными углами; такая форма характерна для особей возрастом до 2–3 лет (рис. 2А, 5А–В). Длинная (внутренняя) сторона треугольника, ориентированная вдоль столбика раковины, является зоной прироста оперкула, а его ядро расположено на противоположной вершине внешнего края. С увеличением возраста моллюска вершины углов становятся всё более скруглёнными (рис. 5Г–Е), форма оперкула изменяется от субтреугольной до неправильно овальной, соответствуя форме устья. Такое изменение формы происходит за счёт истирания зоны ядра и постепенного снижения темпов роста моллюска и оперкула по мере старения.

Высота и ширина оперкула увеличиваются по мере роста раковины моллюска. Высота оперкула (H_o) лучше коррелирует с высотой устья (H_a) (рис. 7А), чем с высотой раковины, где коэффициент детерминации несколько ниже ($R^2 = 0,9764$) (график не приводится). Ширина оперкула (D_o) теснее ($R^2 = 0,9497$) связана с шириной последнего оборота раковины (D_s) (рис. 7Б), чем с шириной устья (D_a) ($R^2 = 0,9199$) (график не приводится).

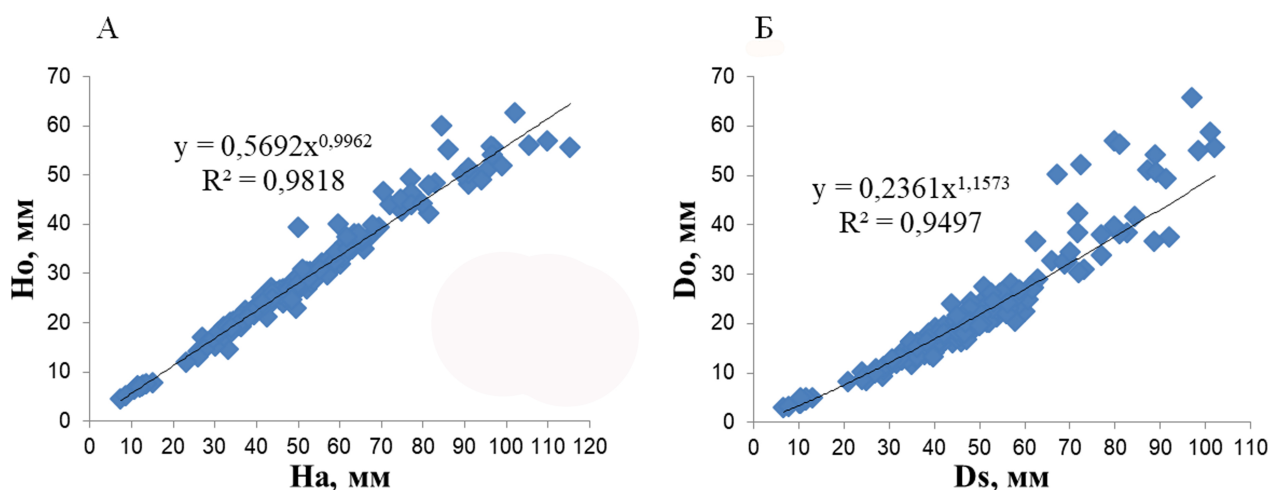


Рис. 7. Графики соответствия размера оперкула размерам раковины *Rapana venosa*: А — высоты оперкула (H_o) высоте устья (H_a); Б — ширины оперкула (D_o) диаметру последнего оборота (D_s)

Fig. 7. Graphs of correspondence between the size of the operculum and the size of *Rapana venosa* shell: А, between the operculum height (H_o) and the aperture height (H_a); Б, between the operculum width (D_o) and the diameter of the last whorl (D_s)

При высоком уровне соответствия параметров оперкула размеру раковины *R. venosa* существуют индивидуальные и повторяющиеся отклонения. Наибольшие значения H_o (62,5 мм) отмечены у особи с H_s 115,5 мм, H_a 102,0 мм, D_s 102,0 мм, D_a 57,8 мм и D_o 55,5 мм. У особи максимального размера из нашей выборки (с H_s 135,0 мм, H_a 115,2 мм и D_s 101,0 мм) H_o имеет значение 56,8 мм, но D_o наибольший — 58,6 мм. У этих и ряда других особей обнаружен феномен гипертрофированно широкого оперкула (рис. 6А, Б, 8А–В, 10Г). Такая аномалия зарегистрирована только у самцов *R. venosa* и характерна для особей старших возрастов из залива Донузлав, а в других районах встречается редко и гораздо менее выражена (рис. 8В).

Наибольшее значение D_o/H_o — 1,19 (57,0/48,0 мм) — зафиксировано у самца 9 лет из залива Донузлав с H_s 107,8 мм, H_a 91,0 мм, D_s 80,1 мм и D_a 42,0 мм (рис. 8А). В бухтах Севастополя соотношение D_o/H_o не превышает 0,9 (23,8/26,5 мм) (табл. 3), как у 8-летнего самца с H_s 64,5 мм (рис. 8В). В бухтах Севастополя морфологические параметры раковин *R. venosa* являются характерными для крымского побережья; оперкулум также имеет характерные форму и пропорции. Значения $D_o/H_o = 0,7$ рапаны этого района (табл. 3) можно считать средними

для Крыма. Особи *R. venosa* из Донузлава возрастом до 5 лет также имеют близкие средние значения Do/Но. Примером может служить Do/Но = 0,67 (33,8/50,3 мм) довольно крупного (Hs — 108,8 мм) 3-летнего самца *R. venosa* (рис. 2А).

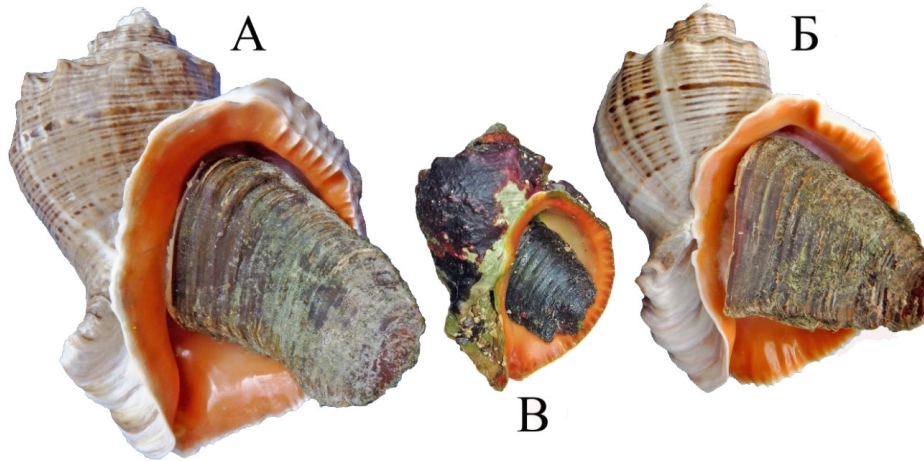


Рис. 8. Экземпляры самцов *Rapana venosa* с аномально широким оперкулумом. А, Б — раковины из залива Донузлав, возраст — 10 лет. А: Hs — 107,8 мм, Но — 48 мм, Do — 57 мм. Б: Hs — 96,3 мм, Но — 46 мм, Do — 52,2 мм. В — особь из бухты Солёная (Севастополь), возраст — 8 лет, Hs — 64,5 мм, Но — 26,5 мм, Do — 23,8 мм

Fig. 8. Specimens of *Rapana venosa* males with an abnormally wide operculum. А, Б, shells from the Donuzlav Bay; 10 years old. А: Hs, 107.8 mm; Но, 48 mm; Do, 57 mm. Б, Hs, 96.3 mm; Но, 46 mm; Do, 52.2 mm. В, living specimen from the Solenaya Bay (Sevastopol); 8 years old; Hs, 64.5 mm; Но, 26.5 mm; Do, 23.8 mm

Количественно пропорции оперкулума и феномен его аномальной ширины можно оценить по соотношению показателей Do и Но (табл. 3).

Таблица 3. Показатели отношения ширины к высоте оперкулума (Do/Но) у *Rapana venosa* районов залива Донузлав (DB) и бухт Севастополя (SB) и всей выборки (DB + SB) по половым группам (N — количество особей; F — женские особи; M — мужские; J — ювенильные; M — средние значения; σ — стандартное отклонение)

Table 3. Indicators of the width-to-height ratio of *Rapana venosa* operculum (Do/Но) of the areas of the Donuzlav Bay (DB) and Sevastopol bays (SB) and the entire sample (DB + SB) by sex groups (N, number of individuals; F, females; M, males; J, juveniles; M, mean values; σ , standard deviation)

Пол	Район											
	Залив Донузлав (DB)				Бухты Севастополя (SB)				DB + SB			
	Min-max	N	M	σ	Min-max	N	M	σ	Min-max	N	M	σ
J	—	—	—	—	0,54–0,7	10	0,61	0,04	0,54–0,7	10	0,61	0,04
F	0,66–0,81	14	0,71	0,05	0,48–0,76	48	0,67	0,06	0,48–0,81	62	0,68	0,055
M	0,63–1,13	31	0,81	0,14	0,53–0,9	87	0,72	0,07	0,53–1,13	118	0,74	0,07
F + M	0,63–1,13	45	0,77	0,14	0,48–0,9	135	0,70	0,07	0,48–1,13	180	0,72	0,09
J + F + M	0,63–1,13	45	0,77	0,14	0,48–0,9	145	0,69	0,07	0,48–1,13	190	0,71	0,09

Соотношение Do/Но для самок имеет меньшие значения, чем для самцов, что особенно явно выражено у рапаны из залива Донузлав (табл. 3). С возрастом «расширенность» оперкулума *R. venosa* увеличивается, но у особей старших возрастов сильнее проявляются индивидуальные особенности (рис. 9А, Б). Связь Do/Но с возрастом у самцов ($R^2 = 0,4325$) (рис. 9Б) сильнее, чем у самок ($R^2 = 0,0365$) (график не приводится).

Если основываться на данных табл. 3, anomalно широким следует считать оперкулум половозрелых особей с соотношением $Do/No > 0,81$ ($M + \sigma$). Такие значения Do/No имеют только самцы возрастом 6 и более лет, доля которых составляет 11,6 % (22 экз.) общей выборки, 37,8 % (17 экз.) выборки из Донузлава и 3,5 % (5 экз.) рапаны из бухт Севастополя. Результаты дисперсионного анализа показали, что распределение Do/No в генеральной выборке по полам не является нормальным (Shapiro–Wilcoxon test, уровень критерия значимости $P < 0,05$), поэтому для сравнения двух групп (все самцы vs. все самки) применён ранговый Mann–Whitney test. Различия между выборками по медианным значениям показателя Do/No статистически высоко достоверны (при $P < 0,001$) и составляют 0,715 и 0,672 для самцов и самок соответственно, то есть половые различия по индексу Do/No очевидны.

По результатам морфометрического анализа оперкулума самок из двух районов (Донузлав и Севастополь), средние значения индекса Do/No между группами статистически достоверно не различаются (параметрический тест, $P > 0,05$). При этом соблюдается нормальный характер распределения вариантов в выборках (пройден Shapiro–Wilcoxon test, $P = 0,096$), варианты достаточно равномерно и компактно группируются вокруг среднего значения (рис. 10А–В). Вариационные показатели Do/No , $M \pm \sigma$, составляют $0,71 \pm 0,05$ для Донузлава и $0,67 \pm 0,06$ для бухт Севастополя (табл. 3).

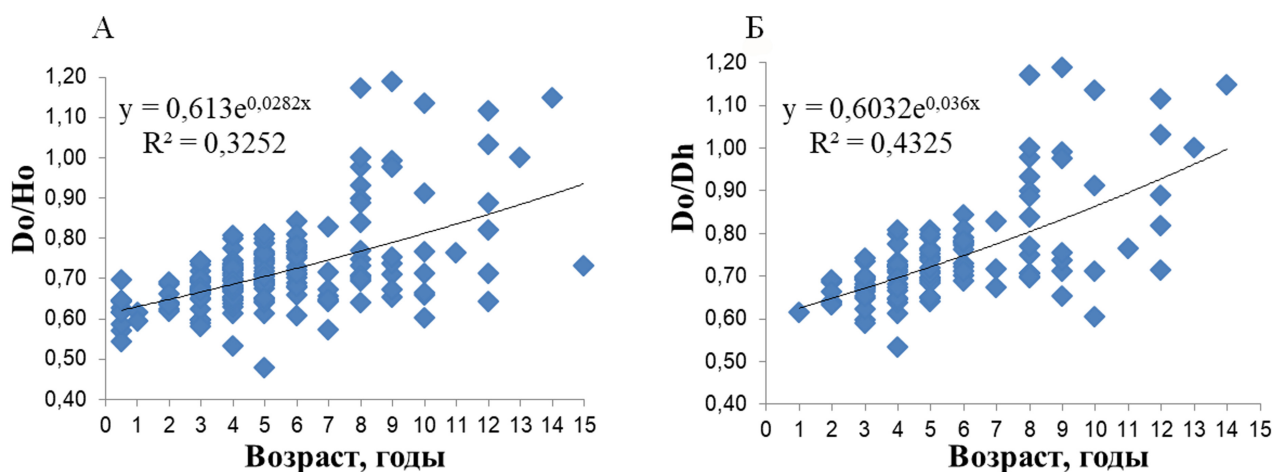


Рис. 9. Графики зависимости Do/No *Rapana venosa* от возраста особей: А — для всей выборки; Б — для самцов

Fig. 9. Plots of Do/No dependence of *Rapana venosa* on the age of individuals: А, for the entire sample; Б, for males

При анализе выборок самцов из разных районов установлено, что медианные значения достоверно различаются (ранговый тест, $P < 0,001$) за счёт особого соотношения морфометрических характеристик оперкулума у особей из Донузлава. Медиана индекса Do/No для самцов *R. venosa* из Донузлава составляет 0,826; для самцов из бухт Севастополя — 0,710. Это позволяет говорить, что морфологические отклонения в пропорциях оперкулума присущи только самцам. Проявляются они сильнее в экологических условиях Донузлава: верхний предел значений Do/No (95-й перцентиль) превышает 1,1 (табл. 3; рис. 9, 10Г). Результаты тестирования по методу квантилей на принадлежность к выборке крайних вариантов (возможных статистических выбросов) показали, что все резко выделяющиеся значения индекса Do/No у части особей рапан из Донузлава статистически принадлежат к выборке (для $P = 0,05$) и не могут быть отброшены в ходе вариационного анализа как случайные аномалии.

Коэффициент вариации (CV) индекса Do/Ho для выборки самцов из залива Донузлав составил 21,2 %, для выборки из бухт Севастополя — 9,1 %. Для выборок самок значения CV ещё меньше: из Донузлава — 6,6 %, из Севастополя — 8,4 %. Полученные результаты позволяют считать, что, несмотря на значительную вариативность исходных данных, мы имеем дело с единой выборкой самцов из Донузлава. Для остальных групп (как самок, так и самцов) утверждение о том, что в каждом случае это целостная выборка, тем более подтверждается.

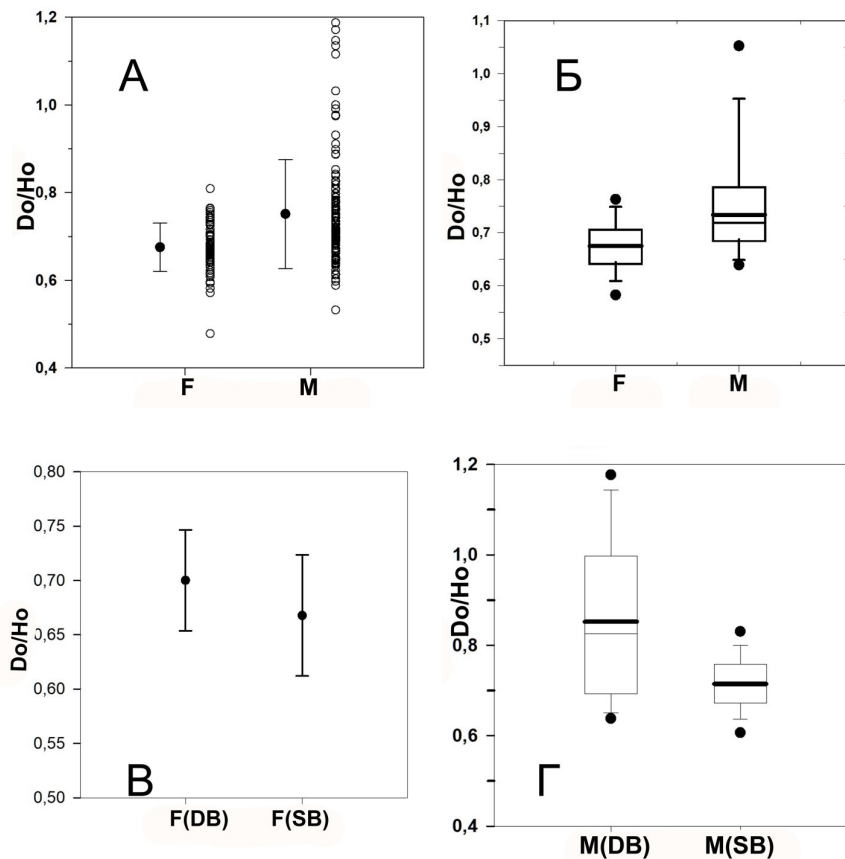


Рис. 10. Графики вариационных характеристик индекса Do/Ho *Rapana venosa*: А, Б — для самок (F) и самцов (M) всей выборки; В — для самок (F); Г — для самцов (M) залива Донузлав (DB) и бухт Севастополя (SB). А: вертикальные ряды «кружков» соответствуют ряду значений индекса Do/Ho . А, В: жирные точки — средние значения (M); «усы» — диапазоны от средних значений ($M \pm \sigma$). Б, Г: нижняя и верхняя границы боксов соответствуют 25 % и 75 % всего числа измерений; «усы» — интервалы дисперсионного разброса; жирные точки — перцентили всего числа измерений [5-й (низ) и 95-й (верх)]; жирная линия внутри боксов — среднее значение; тонкая линия — медиана

Fig. 10. Graphs of variation characteristics of Do/Ho for *Rapana venosa*: А, Б, for females (F) and males (M) of the entire sample; В, for females (F); Г, for males (M) of the Donuzlav Bay (DB) and Sevastopol bays (SB). А: vertical rows of “circles” correspond to a row of Do/Ho values. А, В: bold points show mean values (M); “whiskers” show ranges from mean values ($M \pm \sigma$). Б, Г: the lower and upper boundaries of the boxes correspond to 25% and 75% of the total number of measurements; “whiskers” are the intervals of the dispersion spread; bold points are the percentiles of the total number of measurements [5th (bottom) and 95th (top)]; the bold line inside the boxes is the mean value; the thin line is the median

Форма оперкулула *R. venosa* меняется в соответствии с изменением темпов роста моллюска. Особенно явно эту связь можно проследить по нерестовым годовым меткам на раковине (рис. 11). Они хорошо заметны на поверхности очищенной от обрастаний раковины по оранжево-красной окраске, подчёркивающей рельеф осевого рёбрышка, который соответствует этапу остановки роста и утолщению края устья, связанному с нерестом. Уменьшение расстояния между метками

на раковине и ростовыми линиями на оперкулуме соответствует снижению темпов роста, и наоборот, что отражает возрастные изменения и (или) обеспеченность питанием. Особи *R. venosa* на рис. 11 демонстрируют аномально высокий прирост раковины и оперкулума в год вылова на фоне обычного снижения темпов прироста раковины с возрастом. Линия внешнего края от ядра к внутренней стороне оперкулума является условным графиком темпа роста моллюска. Увеличение крутизны наклона этой линии относительно воображаемой средней линии, проходящей от ядра к центру внутреннего края, соответствует этапу ускорения прироста и увеличению высоты оперкулума (рис. 11Б–Г).

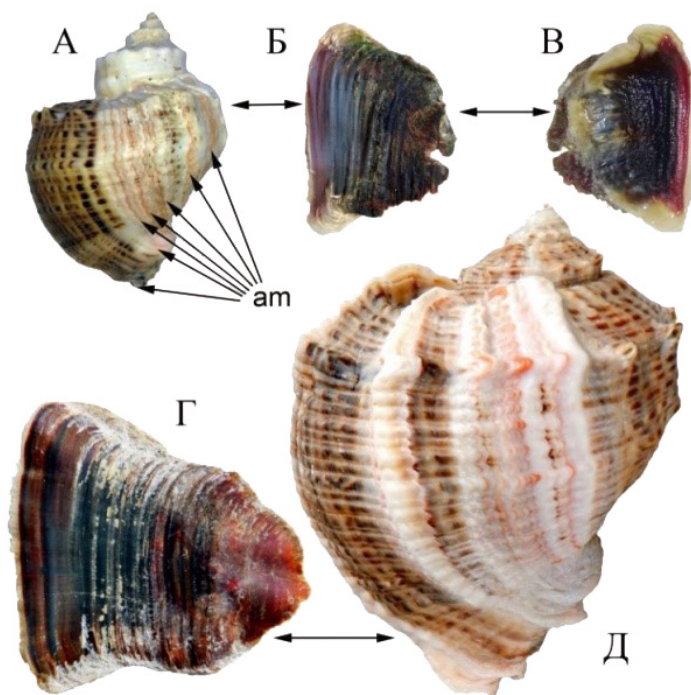


Рис. 11. Раковины (А, Д) *Rapana venosa* (М, 9 лет) с нерестовыми годовыми метками (am) и их оперкулумы (Б–Г). А — экземпляр из Казачьей бухты (Севастополь), Hs — 64 мм. Б, В — его оперкулум (Ho — 26,5 мм, Do — 19,5 мм): Б — внешняя сторона, В — внутренняя. Г — внешняя сторона оперкулума (Ho — 55,5 мм, Do — 54,1 мм) экземпляра из залива Донузлав, Hs — 115,5 мм, Д

Fig. 11. Shells (A, D) of *Rapana venosa* (M, 9 years old) with annual spawning marks (am) and their operculums (Б–Г). A, the specimen from the Kazachya Bay (Sevastopol); Hs, 64 mm. Б, В, its operculum (Ho, 26.5 mm; Do, 19.5 mm): Б, outer side; В, inner side. Г, outer side of operculum (Ho, 55.5 mm; Do, 54.1 mm) of the specimen from the Donuzlav Bay, Hs, 115.5 mm, Д

Морфологические изменения оперкулума *R. venosa* происходят в результате атак хищников и повреждения защитных покровов моллюска (рис. 12, 13). В Чёрном море такими хищниками являются крабы *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 и *Eriphia verrucosa* (Forskål, 1775). На раковине повреждения сохраняются в виде шрамов, даже если они нанесены на ранних стадиях её формирования (рис. 12А). При этом оперкулуму, а также ноге моллюска и железé, формирующей оперкулум, могут быть нанесены повреждения разной степени. В результате на ноге моллюска рядом с оперкулумом может сформироваться роговая «жемчужина» — округлое образование с выпуклой поверхностью и овальной впадинкой на внутренней стороне, обеспечивающей крепление к ноге (рис. 12Б). На внутренней стороне оперкулума может формироваться «блистер» — наплыв неправильной формы (рис. 12В, 13Б).

Повреждение раковины, произошедшее в первый год, может проявляться на протяжении всей жизни моллюска посредством формирования на внешней поверхности оперкулума лучевого «трассирования» (рис. 13А). В результате сильного повреждения раковины (рис. 13В) и почти полного отрыва оперкулума от места крепления на ноге моллюск может сформировать новый, скреплённый с исходным, дублирующий оперкулум (рис. 13Г, Д). При сильном повреждении оперкулума или его полном отрыве он может быть регенерирован в aberrантной форме (рис. 13Е, Ж).

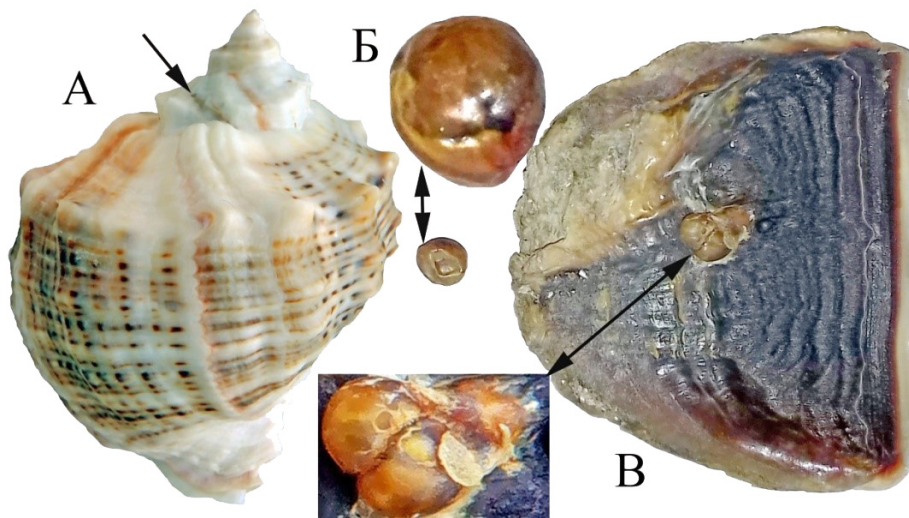


Рис. 12. А — экземпляр самца *Rapana venosa*, 8 лет, Hs — 88,2 мм, с повреждением на вершине (показано стрелкой). Б — роговая «жемчужина» 4,2 × 3,3 × 2,9 мм [вид сверху дан с увеличением; вид снизу (ниже на рис.) дан в одном масштабе с оперкулом]. В — оперкулум (внутренняя сторона) этой особи (Ho — 43,1 мм, Do — 32,3 мм) с «блистером» 5,2 × 3,8 мм

Fig. 12. A, specimen of *Rapana venosa* male; 8 years old; Hs, 88.2 mm; with damage at the apex (shown by the arrow). Б, horny "pearl" of 4.2 × 3.3 × 2.9 mm [enlarged view from above; bottom view (below) on the same scale as the operculum]. B, operculum (inner side) of this individual (Ho, 43.1 mm; Do, 32.3 mm) with a "blister" of 5.2 × 3.8 mm

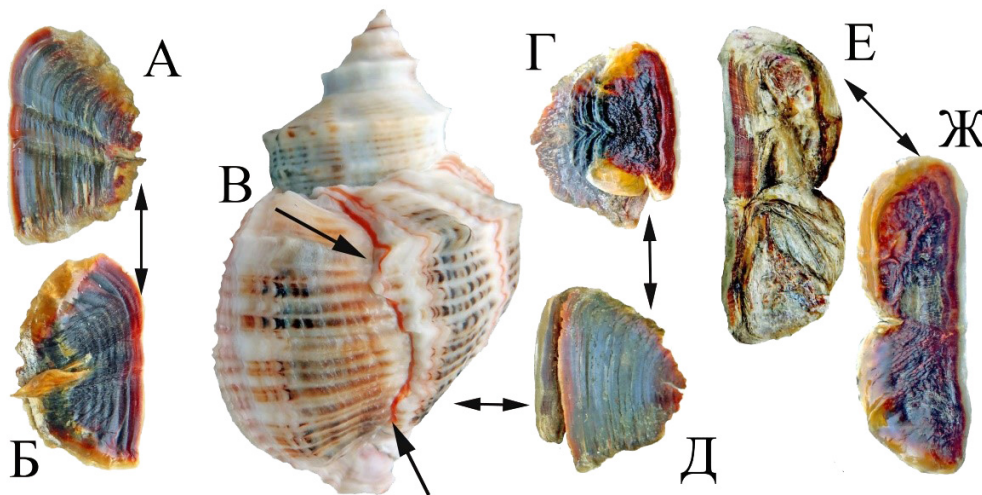


Рис. 13. А, Б — оперкулум самки *Rapana venosa*, 12 лет, Hs — 74,5 мм, Ho — 34,2 мм, Do — 22 мм, с двойным лучевым «трассированием» повреждения по внешней поверхности (А) и «блистером» на внутренней стороне (Б). В — особь *R. venosa*, М, 7 лет, Hs — 74,3 мм, с сильным повреждением на последнем обороте (показано стрелками). Г — внутренняя, Д — внешняя сторона её регенерированного «дублированного» оперкулула (Ho — 28,6 мм, Do — 21,8 мм). Е — внешняя, Ж — внутренняя сторона регенерированного оперкулула (Ho — 50 мм, Do — 18,5 мм) самца *R. venosa*, 9 лет, Hs — 122 мм

Fig. 13. A, B, operculum of *Rapana venosa* female; 12 years old; Hs, 74.5 mm; Ho, 34.2 mm; Do, 22 mm; with double-ray "tracing" of damage along the outer surface (A) and a "blister" on the inner side (B). B, *R. venosa* individual; M, 7 years old; Hs, 74.3 mm; with rough damage on the last whorl (shown by arrows). Г, inner; Д, outer side of its regenerated "duplicated" operculum (Ho, 28.6 mm; Do, 21.8 mm). E, outer; Ж, inner side of the regenerated operculum (Ho, 50 mm; Do, 18.5 mm) of *R. venosa*; male; 9 years old; Hs, 122 mm

ОБСУЖДЕНИЕ

Крышечка *R. venosa* в общих чертах соответствует описанию для представителей рода *Rapana*: крупная, роговая, с ядром, смещённым к наружному краю, и концентрическими линиями нарастания [Голиков и др., 1972]. Более детальное рассмотрение морфологии оперкулула *R. venosa* позволяет полнее оценить функциональность и вариабельность этого экзосоматического органа.

Гибкие и гладкие, не прирастающие к ноге края крышечки выполняют функцию манжеты и способствуют её плотному примыканию к внутренней поверхности устья, а также обеспечивают возможность втягивания мягкого тела глубоко внутрь раковины (рис. 3). Такая «опция» крайне важна при защите от крабов, которые способны отламывать значительные фрагменты раковины, особенно на этапе активного роста моллюска, когда её толщина недостаточна, чтобы противостоять усилиям хищника [Bondarev, 2013]. Оперкулум позволяет *R. venosa* не только защититься от проникновения хищника, но и сохранить особую среду мантийной жидкости, которая обеспечивает нормальное функционирование организма в неблагоприятных окружающих условиях [Bondarev, 2013].

Ребристая структура внутренней поверхности увеличивает площадь сцепления крышечки и ноги и позволяет более эффективно противостоять механическому напряжению в различных направлениях, предотвращая отрыв. Подковообразные валики, количество которых увеличивается по мере роста, не являются годовыми кольцами. На это обстоятельство первым обратил внимание В. Д. Чухчин [1961], по данным которого, даже у молодки с высотой раковины 10–20 мм на крышечке может быть 5 «колец», как и у взрослых рапан с Hs 70–80 мм. Однако определение возраста *R. venosa*, особенно старых особей, по нерестовым меткам достаточно трудоёмко (в связи с необходимостью очистки поверхности раковин от обрастаний), а иногда и просто невозможно (при её сильном повреждении сверлящими паразитами). Кроме того, в некоторых районах обитания у *R. venosa* нерестовые метки выражены слабо. Эти обстоятельства понуждают исследователей не оставлять попыток использовать ростовые метки на оперкулуле для определения возраста моллюска [Choi, Ryu, 2009]. На основе анализа содержания стабильных изотопов кислорода в карбонатах раковины установлено соответствие полученных данных определения индивидуального возраста результатам подсчёта лет жизни особей *R. venosa* по нерестовым меткам. Высказано предположение, что единичные совпадения количества «колец» оперкулула и установленного возраста моллюска являются случайными [Kosyan, Antipushkina, 2011]. Изучение под микроскопом нарастания слоёв по поперечным срезам, подсчёт количества видимых «колец» оперкулула и оценка их соответствия годовым меткам раковины *H. trunculus* также привели к выводу о невозможности использования этих морфологических элементов крышечки для определения возраста моллюска [Vasconcelos et al., 2012].

Наши данные показывают, что при увеличении с возрастом количества «колец» на внутренней стороне оперкулула *R. venosa* (от 2 до 12) цифровые значения этих показателей могут совпадать, преимущественно для возрастной группы 5–7 лет, поскольку у большей части особей (82 %) насчитывается от 5 до 7 «колец» (табл. 2). По нашим данным, годовалые особи (табл. 2) и даже сеголетки [Чухчин, 1961] могут формировать оперкулум с 5 «кольцами». Доля особей с 5 «кольцами» на оперкулуле составляет 55 % выборки, но их возраст — от 1 до 8 лет. Таким образом, очевидно, соответствие количества «колец» количеству лет жизни носит случайный характер, и определение возраста особей *R. venosa* не может основываться на подсчёте «колец» оперкулула.

На основе сопоставления времени повреждения по раковине и регенерации крышечки можно говорить о способности *R. venosa* к полному восстановлению оперкулула с 6 «кольцами» за год (рис. 13). Как отмечено выше, после сильного повреждения раковины хищником (рис. 13В) и почти полного отрыва оперкулула от места крепления на ноге моллюск способен сформировать новый, дублирующий оперкулум, скреплённый с подорванным старым (рис. 13Д, Е).

У 9-летнего самца (H_s — 122 мм), раковина которого несёт следы жёсткой атаки хищника в 8-летнем возрасте, оперкулум восстановлен не в полном объёме (рис. 13Г, Д). Однако, судя по ширине (18,5 мм) и толщине (0,95 мм), это, вероятно, новообразованный оперкулум, поскольку у самцов такого возраста и размера из Донузлава оперкулум в 2–3 раза шире и до 2 раз толще.

Формирование ранее не описанной роговой «жемчужины» и «блистеров» оперкулума *R. venosa* (рис. 12Б) происходит, очевидно, по тому же принципу, что и образование хорошо известных минерально-органических наплывов у двустворчатых моллюсков при раздражении желёз или тканей, выделяющих слоями твёрдый покровный материал.

Уже в первые месяцы формирования раковины пропорции оперкулума (Do/No) соответствуют форме, присущей половозрелым особям (табл. 3). В первые 3 года темпы роста *R. venosa* максимальны, что определяет субтреугольную форму оперкулума (рис. 2А, 5А–В). Возрастное снижение темпов роста и истирание зоны ядра приводят к изменению формы на более овальную (рис. 5Г–Е). Увеличение относительной ширины оперкулума по мере увеличения возраста сильнее выражено у самцов (рис. 9Б). У самок зафиксированы наименьшие значения Do/No — 0,48 (у 5-летней особи с H_s 62,1 мм из бухт Севастополя). Максимальные значения Do/No — 0,76 для самок этого же района (табл. 3) — также отмечены у 5-летней особи с высотой раковины 64,5 мм. При наличии индивидуальных особенностей роста общая тенденция увеличения относительной ширины оперкулума (Do/No) по мере увеличения размеров раковины *R. venosa* прослеживается для всей выборки (рис. 9).

Особый интерес представляет феномен аномально широкой крышечки, обнаруженный у *R. venosa* преимущественно из залива Донузлав (рис. 6, 8, 11Г). Такая форма оперкулума, при которой его ширина может превышать ширину устья раковины, ранее не была описана ни для одного из представителей Muricidae Rafinesque, 1815 и даже ни для одного из видов гастропод. Толщина оперкулума у аномальных особей (1,0–1,9 мм) в 1,5–2,5 раза превышает средние для выборки значения — 0,74 мм (табл. 1). Поскольку эта аномалия развития обнаружена только у самцов, логично предположить, что она связана с полом. У самцов *R. venosa* достаточно крупный пенис (рис. 2Б), который при процессе совокупления может пострадать от хищников. Такая адаптация, как крышечка с широким свободным, не прикрепленным к телу краем (рис. 2Б), может быть эффективной дополнительной защитой пениса, даже если мягкое тело не втянуто внутрь раковины, что имеет место при копуляции. Травяной краб *C. aestuarii*, самый массовый хищник рапаны в заливе Донузлав, способен нанести значительные повреждения мягкому телу и даже довольно толстостенной раковине *R. venosa* (рис. 13В). Атаки *C. aestuarii* на особей рапаны неоднократно наблюдались автором в процессе сбора материала. Повышенный прессинг крабов на *R. venosa* в Донузлаве является вероятной причиной наличия там большего количества самцов с аномально широким оперкулумом (53 %), чем в бухтах Севастополя (5,8 %). Для формирования широкой крышечки необходимо время, поэтому особи с аномальным Do/No имеют возраст 6 лет и старше, а наибольшие значения зафиксированы у экземпляров 9 лет и старше. Существенная доля (53 %) особей с аномально широкой крышечкой среди самцов Донузлава свидетельствует о том, что этот феномен не является случайным отклонением от нормы, а является результатом инициированного хищниками морфогенеза. Это положение подтверждает анализ на принадлежность к выборке крайних вариантов (возможных статистических выбросов) по методу квантилей: он показал, что все резко выделяющиеся значения (индекс Do/No) принадлежат к выборке *R. venosa* из Донузлава и не могут быть отброшены как случайные аномалии (для $P = 0,05$). Несмотря на значительную вариативность данных в выборке самцов из Донузлава ($CV = 21,2$ %), мы имеем дело с целостной выборкой. Для остальных исследованных групп *R. venosa* коэффициент вариации индекса Do/No не превышает 9,1 %; следовательно, утверждение о том, что в каждом случае выборки являются целостными, тем более подтверждается.

По данным молекулярно-генетических исследований, *R. venosa* в новых районах обитания имеет крайне низкий уровень генетической вариативности по сравнению с таковым у популяций из нативного ареала [Slynko et al., 2020; Xue et al., 2018]. Однако при генетическом мономорфизме в Чёрном море *R. venosa* демонстрирует широкий полиморфизм раковины [Бондарев, 2010, 2016; Чухчин, 1961; Bondarev, 2015; Kosyan, 2013; Slynko et al., 2020] и гонад [Bondarev, 2015]. Появление ранее не описанного варианта «расширенного» оперкулума демонстрирует новую грань потенциала морфологической изменчивости *R. venosa*.

Заключение. Оперкулум *Rapana venosa* — экзосоматический орган, изменяющий морфологию по мере роста и возраста; при этом он демонстрирует как регенеративные возможности, так и морфогенетический потенциал вида. Ярким проявлением такого потенциала является формирование гипертрофированно крупной крышечки, пропорции которой не характерны ни для одного другого вида мурицид и гастропод в целом. Формирование аномально широкого и утолщённого оперкулума у *R. venosa* можно объяснить усиленным прессингом хищников. Наличие аномального оперкулума исключительно у самцов *R. venosa* позволяет предположить, что этот признак связан с полом и является результатом адаптации, способствующей, возможно, защите репродуктивного органа от хищников.

Обнаружение способности к регенерации оперкулума расширяет представления о физиологических возможностях рапаны. Феномен формирования крышечки уникальной среди гастропод формы является ещё одним проявлением морфологической пластичности, позволившим *R. venosa* занять место среди наиболее успешных видов-вселенцев в современной морской среде.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0).

Благодарность. Автор благодарен анонимным рецензентам за конструктивные замечания, следование которым позволило повысить качество статьи. Особую признательность автор выражает к. б. н. А. Н. Петрову (ФИЦ ИнБЮМ) за ценные советы и продуктивное обсуждение статистической обработки данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*. 2010. Т. 20, № 2. С. 69–90. [Bondarev I. P. The shell morphogenesis and intraspecific differentiation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *Ruthenica*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 69–90. (in Russ.)]
2. Бондарев И. П. Структура популяций *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) севавтопольских бухт (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 3. С. 14–21. [Bondarev I. P. Structure of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) population of Sevastopol bays (the Black Sea). *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 3, pp. 14–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.02>
3. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И., Скарлато О. А. Тип моллюски – Mollusca // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 : Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые. Киев : Наукова думка, 1972. С. 60–249. [Golikov A. N., Starobogatov Ya. I. Tip mollyuski – Mollusca. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovyye. Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 60–249. (in Russ.)]
4. Драпкин Е. И. Новый моллюск в Чёрном море // *Природа*. 1953. № 9. С. 92–95. [Drapkin E. I. Novyi mollyusk v Chernom more. *Priroda*, 1953, no. 9, pp. 92–95. (in Russ.)]
5. Чухчин В. Д. Рост рапаны (*Rapana bezoar* L.) в Севастопольской бухте // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1961. Т. 14. С. 169–177. [Chukhchin V. D. Rost rapany (*Rapana bezoar* L.) v Sevastopol'skoi

- bukhte. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1961, vol. 14, pp. 169–177. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5503>
6. Чухчин В. Д. *Функциональная морфология рапаны*. Киев : Наукова думка, 1970. 139 с. [Chukhchin V. D. *Funktsional'naya morfologiya rapany*. Kyiv : Naukova dumka, 1970, 139 p. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1125>
 7. Чухчин В. Д. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1984. 176 с. [Chukhchin V. D. *Ekologiya bryukhonogikh molluskov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1984, 176 p. (in Russ.]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5646>
 8. *Alien Species Alert: Rapana venosa (Veined Whelk)* / R. Mann, A. Occhipinti, J. M. Harding (Eds). Copenhagen, Denmark : ICES, 2004, 14 p. (ICES Cooperative Research Report ; no. 264). <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5471>
 9. Bondarev I. P. Dynamics of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae) population in the Black Sea. *International Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, no. 3, pp. 42–56.
 10. Bondarev I. P. Ecomorphological analyses of marine mollusks' shell thickness of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda: Muricidae). *International Journal of Marine Science*, 2013, vol. 3, no. 45, pp. 368–388.
 11. Bondarev I. P. Sexual differentiation and variations sexual characteristics *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). *International Journal of Marine Science*, 2015, vol. 5, no. 19, pp. 1–10.
 12. Choi J.-D., Ryu D.-K. Age and growth of purple whelk, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae) in the West Sea of Korea. *Korean Journal of Malacology*, 2009, vol. 25, no. 3, pp. 189–196.
 13. Keppens M., Dhondt K., Mienis H. K. The variability of the operculum in *Nucella lapillus* (Gastropoda, Muricidae) from a colony in Audresselles, France. *Vita Malacologica*, 2008, vol. 7, pp. 15–20.
 14. Kosyan A. R., Antipushkina Zh. A. Determination of *Rapana venosa* individuals' ages based on the $\delta^{18}\text{O}$ dynamics of the shell carbonates. *Oceanology*, 2011, vol. 51, no. 6, pp. 1021–1028. <http://dx.doi.org/10.1134/S0001437011060075>
 15. Kosyan A. R. Comparative analysis of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) from different biotopes of the Black Sea based on its morphological characteristics. *Oceanology*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 47–53. <https://doi.org/10.1134/S0001437013010074>
 16. SigmaPlot 15.0 : [site]. 2023. URL: <https://sigmaplot.software.informer.com/15.0> [accessed: 07.04.2023].
 17. Slynko E. E., Slynko Y. V., Rabushko V. I. Adaptive strategy of *Rapana venosa* (Gastropoda, Muricidae) in the invasive population of the Black Sea. *Biosystems Diversity*, 2020, vol. 28, no. 1, pp. 48–52. <https://doi.org/10.15421/012008>
 18. Vasconcelos P., Gharsallah I. H., Moura P., Zamouri-Langar N., Gaamour A., Missaoui H., Jarboui O., Gaspar M. B. Appraisal of the usefulness of operculum growth marks for ageing *Hexaplex trunculus* (Gastropoda: Muricidae): Comparison between surface striae and adventitious layers. *Marine Biology Research*, 2012, vol. 8, iss. 2, pp. 141–153. <https://doi.org/10.1080/17451000.2011.616896>
 19. Xue D. X., Graves J., Carranza A., Sylantyev S., Snigirov S., Zhang T., Liu J.-X. Successful worldwide invasion of the veined rapa whelk, *Rapana venosa*, despite a dramatic genetic bottleneck. *Biological Invasions*, 2018, vol. 20, pp. 3297–3314. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1774-4>

**FUNCTIONAL MORPHOLOGY
AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY
OF THE OPERCULUM OF RAPANA VENOSA (GASTROPODA, MURICIDAE)**

I. P. Bondarev

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: igor.p.bondarev@gmail.com

The gastropod *Rapana venosa* has spread from the Western Pacific to the Black Sea, Mediterranean Sea, and coastal areas on both sides of the Atlantic Ocean largely due to its ecological and morphological plasticity. Numerous works have been devoted to the study of the variability of the rapa

whelk shell. The functional morphology and morphological variability of the *R. venosa* operculum have been insufficiently studied, and the description of this exosomatic organ is given only schematically. Based on the analysis of 190 *R. venosa* specimens sampled in two areas of the Black Sea, detailed description is given, and trends in the morphological variability of the operculum are shown depending on the specimen age and size. The characteristics determining the normal and aberrant development of the operculum are evaluated. It is shown for the first time that *R. venosa* has regenerative capabilities, up to the restoration of the lost operculum, and morphogenetic adaptive potential. A manifestation of this potential is the formation of a hypertrophied large operculum, with the shape that is not characteristic of any other Muricidae species and gastropods in general. Apparently, the abnormal size and shape of the operculum are a defensive response to pressure from predators, especially crabs. The previously unknown ability to regenerate the operculum broadens the understanding of the physiological capabilities of the rapa whelk. The phenomenon of operculum formation with a unique shape for gastropods is another manifestation of morphological plasticity, which made *R. venosa* one of the most successful invasive species in the modern marine environment.

Keywords: variability, operculum, morphology, regeneration, *Rapana venosa*